动 物 学 研 究 2009，Feb. 30(1)：91−98 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research DOI：10.3724/SP.J.1141.2009.01091

幼年菲菊头蝠形态和声音发育

韦 力[1]，茹炳华[1]，周莹莹[1]，邵伟伟[2]，张礼标[3]，洪体玉[2]，周善义[2]，马 杰[1,4,*]

(1. 华东师范大学 生命科学学院，上海 200062；2. 广西师范大学 生命科学学院，广西 桂林 541004；3. 广州濒危动物研究所，广州 510260；4. Department of Physiology and Biophysics, Georgetown University Medical Center, Washington D.C. 20057, USA)

摘要：2006 年 5 月 31 日—7 月 20 日于桂林市郊积水洞对菲菊头蝠(*Rhinolophus pusillus*)幼蝠形态和叫声发育进行了研究。方差分析结果显示，幼蝠在出生后近 3 周内体重和前臂长增长迅速，随后增长速率变缓，且体重和前臂长增长与年龄均显著相关(年龄与体重：P=0.025；年龄与前臂长：P=0.042)。幼蝠叫声时程波动大，且均长于成年个体叫声时程，时程与年龄呈显著相关性。幼蝠在出生后 3 周内的叫声特征为频谱结构多样、频率波动大、谐波较多，在第 3 周后叫声多为 FM-CF-FM 叫声；幼蝠叫声第 1 谐波频率与年龄增长显著相关，而第二谐波频率与年龄相关性较弱；幼蝠在 35 天后主频率已经接近成年蝙蝠叫声频率；且前臂长与幼蝠叫声频率呈显著线性关系。

关键词：菲菊头蝠；形态特征；声音；发育；幼年
中图分类号：Q969.422；Q437 **文献标识码**：A **文章编号**：0254-5853-(2009)01-0091-08

Postnatal Development of Morphological Features and Vocalization of *Rhinolophus pusillus*

WEI Li[1], RU Bing-hua[1], ZHOU Ying-ying[1], SHAO Wei-wei[2], ZHANG Li-biao[3], HONG Tiyu[2], ZHOU Shan-yi[2], MA Jie[1, 4,*]

(1. *School of Life Science, East China Normal University, Shanghai* 200062, *China*; 2. *School of Life Science, Guangxi Normal University, Guilin* 541004, *China*; 3. *Guangdong Entomological Institute, Guangzhou* 510260, *China*; 4. *Department of Physiology and Biophysics, Georgetown University Medical Center, Washington D.C.* 20057, *USA*)

Abstract: Postnatal developments of morphological features (forearm and body mass) and vocalization (call frequencies and durations) of *Rhinolophus pusillus* were studied in the Jishui Cave of Guilin City from May 31st to July 20th 2006. The morphological changes indicated that infants of *R. pusillus* grew significantly in the postnatal three weeks and then gradually slowed down. Both forearm length and body weight were significantly correlated with the growing of age. Durations of infants' calls were fairly variable and longer than those of adults. No significant correlation was found between the duration and age. Spectral characteristics indicated that the calls produced by infants had rather variable spectrums, unstable frequencies, and multiple harmonics in the first 20 days after birth. Infants over three weeks old mostly emitted FM-CF-FM type calls. Frequencies of first harmonics were significantly correlated with their age but the second harmonics did not correlate with age. The call frequencies of the young five-week-old bats were similar with their adults. The call frequency had a significant linear correlation with forearm length. Our findings indicated that the high flexible vocal cord and undeveloped nasal chamber might affect the vocalization veracity of new born infants.

Key words: *Rhinolophus pusillus*; Morphological feature; Vocalization; Postnatal Development

哺乳动物幼崽出生后，从其感官发育完善到对生活技能的熟练掌握，并且脱离母体能够独立生活的时间过程被称为出生后个体发育(postnatal growth)。出生后个体发育及其增长率的模拟方程能够很好地用于动物不同年龄阶段的行为、生理和生态研究(Kunz & Hood, 2000)。在动物生态学研究中，

收稿日期：2008-06-13；接受日期：2008-10-13
基金项目：华东师范大学紫江学者项目资助(张树义)
*通讯作者（Corresponding author），E-mail: majiecn@yahoo.com
第一作者简介：男，博士研究生，主要从事蝙蝠种群遗传学研究

对动物确切年龄的估计对于了解其个体增长率、性成熟情况、各个年龄阶段的行为差异以及生殖周期，甚至生理寿命期限(Kunz & Hood, 2000) 非常重要。而且，个体出生后的各个不同发育时期情况将有助于我们对其生活史各阶段变化的了解，如它们学会飞行和捕食的开始时间(Kunz & Anthony, 1996)、翼型形态和个体发生(Stern et al, 1997)、回声定位叫声行为(Moss et al, 1997)、捕食和哺乳行为(Rajan & Marimuthu, 1999)等。在对蝙蝠的研究方面，幼蝠的生长和发育情况已经有大量报道，这些研究报道主要集中在蝙蝠幼蝠的体重、前臂长、指-掌骨愈合度及牙齿增长情况、声音发育等方面，这些测量参数可以用于其产后初期年龄的估计，成为蝙蝠产后幼蝠发育的重要衡量标志。如在自然条件下(Kunz ,1973；Burnet & Kunz，1982；Kunz & Robson，1995；Stern & Kunz，1998；Baptista et al，2000；Sharifi，2004；Rajan & Marimuthu，1999；Swift，2001; Elangovan et al，2003)和笼养状态下（Taft & Handley，1991；Elangovan et al，2003；Vater et al，2003； Zhang et al，2005； Liu et al，2007；Shi et al，2008)都有过研究。

菲菊头蝠（*Rhinolophus pusillus*, Temminck, 1834)隶属于菊头蝠科（Rhinolophidae）菊头蝠属（*Rhinolophus*），主要分布于亚洲大陆南部，国内见于西南及华南地区(Wang, 2003)。到目前，有关该物种生态学研究主要见 Wei et al (2006)的食性和回声定位信号特征研究，而其个体形态生长和声音发育情况至今尚未见报道。为进一步了解菲菊头蝠生长发育情况，主要对该幼蝠的体重、前臂长和叫声频率变化情况三方面分别进行记录和测量，探讨它们的个体形态和声音发育情况，为本物种蝙蝠提供更多相关有用的生态学信息。

1 材料与方法

1.1 野外采样

从 2006 年 5 月 31 日至 7 月 20 日在桂林市郊区积水洞(25° 17.073′ N, 110° 21.498′ E)对幼年菲菊头蝠的体重、前臂长和叫声发育进行了调查。从 5 月 28 日开始有新生菲菊头蝠，在随后的一周内大部分幼蝠都已出生。由于刚出生的幼蝠极其容易受外界干扰死亡，且母蝠在分娩初期受干扰后常有弃婴行为，所以我们从 5 月 31 日（即幼蝠出生后第 3 天）开始首次调查。

对蝙蝠出生后发育情况的野外研究方法通常包括 2 种：一是纵向跟踪法(longitudinal sampling)或标志重捕法(mark-recapture)，即先确定蝙蝠幼蝠的出生时间，然后对其做标记，从而方便得出某个蝙蝠个体在随后的发育过程中某个时间的体型参数测量值；另一种是截面取样法(cross-sectional sampling)或随机采样法(grab sampling)，即在出生后不同发育时期采集部分样本进行测量和观察。两种方法得到的结果差异很显著，如 Baptista et al (2000)对莹鼠耳蝠(*Myotis lucifugus*)的增长率研究结果发现：利用前一种方法（标志重捕法）得到的结果比后一种方法（随机采样法）的更好，即前一种方法得到的结果更能真实地反映幼蝠的生长情况。然而，前者在野外工作操作过程中相对比较麻烦。虽然后者存在一些不足，即在多次捕捉后，由于采样者无意中带有一定的主观性，往往造成测量结果偏大，但是，该方法可以在数次不完全捕捉所有蝙蝠个体的情况下对种群整体的生长率进行有效的估计，在野外进行数据收集时很方便，而且对蝙蝠种群造成的干扰很小。

在本研究中我们采用随机采样法捕捉幼蝠，主要考虑尽量减少对蝙蝠的干扰。尽管标记重捕和笼养法可以保证对相同个体进行连续调查，但是这两种方法都有其不足之处。标记重捕法很难保证在同一调查夜晚捕捉到足够的幼蝠，而且标记重捕对母蝠和幼蝠都会造成严重干扰；笼养条件下母蝠有足够的食物，幼蝠的生长必然比野外要快，所以这也会影响幼蝠的形态和声音发育，从而导致试验数据的不可靠。因此，我们采用了随机取样的方法。虽然随机取样不能保证调查相同个体，但由于菲菊头蝠出生时间非常集中，年龄差异较小；同时也避免对蝙蝠造成过多干扰。另外，由于新生蝙蝠出生后两周内生长迅速，我们从幼蝠出生后的两周内进行了 3 次调查（间隔均为 3 天）；随后幼蝠生长速度减缓，因此调查间隔时间改为 9—20 天，调查日期分别为：5 月 31 日、6 月 4 日、6 月 8 日、6 月 16 日、6 月 30 日和 7 月 20 日。

幼蝠会飞之前，利用手抄网在其栖息地捕捉母体和幼蝠（幼蝠贴附在母蝠腹侧），幼蝠会飞行后，利用迷网（mist nest）进行捕捉，然后测量幼蝠的体重（精确到 0.1 g）和前臂长（精确到 0.01 mm），并录音。幼蝙声音在手持状态、头部离麦克风的距离大约为 50 cm 的状态下录制(sampling rate 22050

Hz with 10 × time expansion, D980, Pettersson Elektronik, AB, Sweden, 10 time expansion)。数据采集结束后所有蝙蝠放回其原栖息地。

1.2 体型、声音分析与数据统计

对测量到的体型数据进行统计分析，根据 Swift (2001)、Elangovan et al (2003)、Sharifi (2004)的方法，对前臂长与年龄、体重与年龄的关系分别进行一元线性回归。选用对数曲线生长模型拟合菲菊头蝠体重和前臂长的增长过程。每日增长率=（净增长量/初始体重或者前臂长）/增长时间×100%；变异系数=标准差/平均值×100%。

蝙蝠声音分析软件为 Avisoft-SASLab Pro (version 4.3; Avisoft Bioacoustics, German)。分析的参数包括：时程 [波形图(oscillogram)，FFT at 1024 points in Hamming window]和频率[能量图(power spectrum), FFT at 1024 points in Hamming window]。蝙蝠语谱图 FFT 为 512 points (Hamming window with 75% overlap)(Ma et al, 2006)，频率和时间分辨率分别为 488 Hz 和 0.52 ms。

各测量参数均采用平均数±标准差（mean±*SD*）表示。所有数据均采用统计软件 SPSS 10.0 进行分析处理。形态和年龄的差异性比较采用 One-way ANOVA。第 1 谐波、第 2 谐波的频率与年龄增长进行了对数相关分析；前臂长和幼蝠叫声的第 1 谐波、第 2 谐波作了线性相关性分析。显著性水平为 $P<0.05$。

2 结 果

2.1 幼年菲菊头蝠年龄与体型的关系

各年龄组间体重和前臂长差异显著(体重：$F_{5,94}=80.005$, $df=5$, $P=0.000<0.01$; 前臂长：$F_{5,94}=226.137$, $df=5$, $P=0.000<0.01$, One-way ANOVA)，而且同一年龄组内又存在相当大的波动（表 1）。整个研究共调查了 100 只蝙蝠幼蝠，调查日期分别在其出生后的第 3 天、第 7 天、第 11 天、第 20 天、第 35 天和第 55 天。菲菊头蝠幼蝠出生时体表裸露、眼睛紧闭、翼合拢，出生后紧紧贴在母体的腹部。在第 3 天时体重和前臂长分别为 2.32 g和 17.44 mm，分别占成年蝙蝠的 46.02%和 47.11%。大约在第 7 天时幼蝠开始睁眼，周身被稀疏柔软毛发，体重和前臂长分别为 3.05 g和 22.50 mm，分别占成年蝙蝠的 60.37%和 60.78%。在第 11 天时毛发增稠，体重和前臂长分别为 3.50 g和 27.81 mm，分别占成年蝙蝠的 69.45%和 75.12%。第 20 天时毛发变为灰色，开始展翼，进入飞行前期，这时体重和前臂长达到成年蝙蝠的 74.09%和 87.49%。在第 35 天时，幼蝠可以开始进行缓慢飞行，体重为成年个体的 80.77%，而前臂长大约为成体的 96.16%，幼蝠开始缓慢飞行。在第 55 天时幼蝠指-掌骨愈合基本完成，开始进行独立飞行和捕食，比较发现幼蝠第 55 天时的体重和前臂长与成年个体差异很小（体重：$F_{1,55}=0.721$, $df=1$, $P=0.406>0.05$； 前臂长：$F_{1,55}=0.889$, $df=1$, $P=0.357>0.05$，One-way ANOVA）。

幼蝠体重和前臂长在出生后 11 天内增长迅速且分别与年龄存在相关关系（$F_{2,48}=141.846$，$n=51$，$P=0.000<0.01$）。幼蝠体重增长率在出生后逐渐下降，到第 20 天时最低，随后回升；前臂长增长率却呈现下降趋势；幼蝠体重和前臂长组内变异系数(coefficient of variation)变化趋势基本一致，在出生后的 11 天内较大，随后降低（表 2）。幼蝠体重和前臂长相对年龄分别呈现显著的对数相关关系(年龄与体重：$F_{4,95}=12.26$, $df=4$, $P=0.025<0.05$；年龄与前臂长：$F_{4,95}=8.76$, $df=4$, $P=0.042<0.05$)(图 1A，B)。图 1 显示在出生后的 11 天内幼蝠的体重和前臂长增长非常迅速，而随后放慢并趋于平稳。

表 1 幼年菲菊头蝠体重和前臂长

Tab. 1 Body weight and forearm length of young *Rhinolophus pusillus*

年龄（天）Age (days)	体重 Body weight (g) (Mean±*SD*, range)	前臂长 Forearm length (mm) (Mean±*SD*, range)
3rd (*n*=14)	2.32±0.24, 2.00－2.70 (46.02%)	17.44±1.67, 15.00－20.60 (47.11%)
7th (*n*=11)	3.05±0.37, 2.50－3.60 (60.37%)	22.50±2.82, 18.00－25.80 (60.78%)
11th (*n*=26)	3.50±0.27, 3.00－4.10 (69.45%)	27.81±1.97, 23.80－31.10 (75.12%)
20th(*n*=37)	3.74±0.26, 3.30－4.30, (74.09%)	32.39±1.56, 27.60－35.00 (87.49%)
35th (*n*=4)	4.08±0.11, 3.90－4.20 (80.77%)	35.60±0.42, 35.20－36.20 (96.16%)
55th (*n*=8)	4.60±0.20, 4.30－4.90 (91.18%)	36.35±0.43, 35.60－36.90 (98.19%)
成体 Adult (*n*=49)	5.04±0.60	37.02±0.80

n 为样本量，括号内为相对成年个体的百分比。

n=samples，relative percentage to adults in parenthesis.

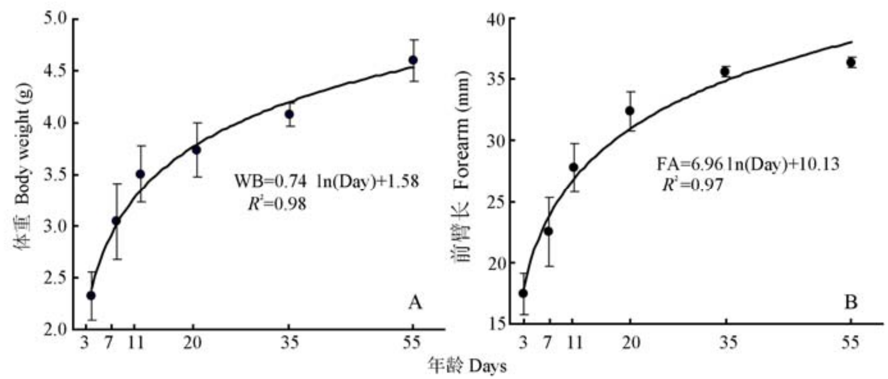


图 1 幼年菲菊头蝠体重(A)和前臂长(B)与年龄关系

Fig. 1 Logarithmic correlation between body weight (A) and forearm length (B) with age of young *Rhinolophus pusillus*

表 2 幼年菲菊头蝠增长率与增长变异系数

Tab. 2 Growth rate and variation coefficient of young *Rhinolophus pusillus*

年龄（天）Age (days)	体重增长率 Growth rate of body weight	前臂长增长率 Growth rate of forearm length	体重变异系数 Coefficient of variation (%)	前臂长变异系数 Coefficient of variation (%)
3rd (*n*=14)	—	—	10.19	9.59
7th (*n*=11)	7.80	7.25	12.16	12.55
11th (*n*=26)	3.76	5.90	7.73	7.098
20th (*n*=37)	1.67	4.12	6.96	4.82
35th (*n*=4)	2.26	2.48	2.67	1.19
55th (*n*=8)	3.22	0.53	4.35	1.18

2.2 幼年菲菊头蝠的叫声特征

幼年菲菊头蝠在出生后1周内叫声时间和频谱波动大，随后波动变小。首次录音（出生后第3天）表明幼蝠的叫声类型主要有4种（图2A），主要特征是时程短(<60 ms)、主频低(约为37 kHz，为成年个体叫声的33.18%)和谐波多(≥3个)(表3)，主频率主要出现在第一谐波(92.86%)，幼蝠的第1种类型叫声类似于CF声音，但呈现下扫调频趋势(图2Aa)；第2种类型和CF叫声相似，但CF部分略呈拱状弯曲(图2Ab)；第3种类型叫声与第一类型叫声相反，叫声呈上升调频趋势(图2Ac)；第4种类型的叫声为3—4个含3个以上谐波的成份组成的复合叫声，这种声音的典型特征是前几个成分为典型下扫调频FM成分，而最后一个成分包含频率下扫和上升两部分，呈钩状(图2Ad)。第7天时幼蝠的叫声类型主要有3种（图2B），第一种类型主要由3个谐波组成，每个谐波由CF部分和短下扫FM部分组成；第2种类型叫声只出现CF成分，由3个谐波组成，主谐波为第1谐波(100%)，主频率约为39 kHz，上升到成年的35.03%（表2）。第11天时，叫声类型主要有3种（图2C）；第1种类型(图2Ca)和第3类型(图2Cc)的叫声都是属于FM-CF-FM型且二者上升的FM频扫比下扫的FM短，前者的时程显著短于后者；第2类型叫声仅由CF部分组成(图2Cb)；在这3种叫声类型中，叫声能量主要集中在第1谐波上的占58.82%，而在第2谐波的占41.18%，主频率为70.41 kHz，上升到成年的63.85%。第20天时，叫声类型有两种（图2D），两种叫声的主要差异时主频率不同，叫声频谱为FM-CF-FM类型，且第二谐波为主谐波(100%)，主频率为105.28 kHz，上升到成年的95.47%。第35天时，叫声类型主要有2种（图2E），两种叫声类型中主要以CF-FM为叫声为主，且FM部分较短；主谐波为第2谐波(100%)，主频率为108.43 kHz，达到成年的98.33%（表3），这时基本与成年个体的主频率相似，但这两种叫声的主频率仍略有差异。第55天时，叫声类型主要有1种（图2F），叫声形状与成年蝙蝠相似(图2G)，主要由FM-CF-FM组成，但上升的FM部分比下扫的FM短，第二谐波为主谐波（100%），主频率为109.26kHz（表3）。

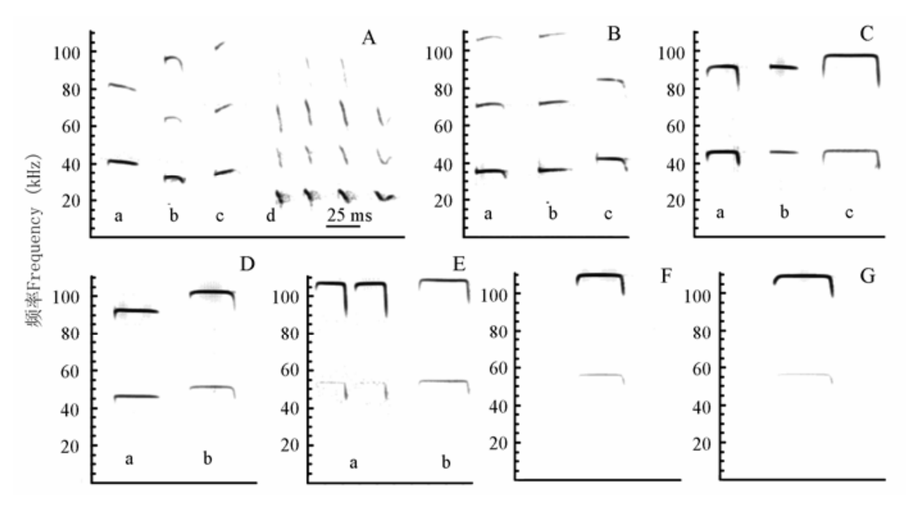


图 2　菲菊头蝠语谱图(A—F 幼年，G 成年；时间比例见 A)

Fig. 2　Call spectrograms of *Rhinolophus pusillus* (A−F: young individuals, G: adult; Time scale in A)

表 3　菲菊蝠叫声频率和时间特征

Tab. 3　Sound spectrotemporal characteristics of *Rhinolophus pusillus*(Mean±*SD*, range, median**)**

年龄 Age（天，Day）	时程 Duration (ms)	第一谐波频率 F 1st (kHz)	第二谐波频率 F 2nd (kHz)	主频率 Peak F (kHz)	主谐波 Peak harmonic
3rd (*n*=13)	53.85±29.63, 27.30－116.00, 45.00	38.56±9.67, 30.50－70.14, 35.87	72.98±7.86, 67.33－98.16, 70.86	36.59±4.28, 30.50－70.91, 37.09	2nd Harmonic, 1/14 (7.14%), 1st Harmonic, 13/14(92.86%)
7th(*n*=25)	80.84±22.80, 54.00－129.00, 73.00	38.63±3.23, 34.69－42.54, 38.64	75.60±6.02, 69.42－85.13, 72.00	38.63±3.23, 34.69－42.54, 38.64	1st Harmonic, 24/24 (100%)
11th(*n*=18)	57.01±16.13, 38.00－107.0, 56.75	48.54±2.16, 45.42－51.07, 49.44	97.43±4.21, 90.85－102.16, 99.02	70.41±25.15, 45.42－103.16, 51.05	1st Harmonic, 10/17 (58.82%), 2nd Harmonic, 7/17 (41.18%)
20th (*n*=139)	86.17±28.99, 35.40－177.00, 85.50	52.76±4.07, 26.80－70.92, 52.59	105.28±2.09, 102.24－108.66, 105.18	105.28±2.09, 102.24－108.66, 105.18	2nd Harmonic, 138/138 (100%)
35th (*n*=26)	66.64±27.77, 32.00－118.00, 56.50	53.96±0.44, 53.40－54.60, 54.16	108.43±0.92, 106.73－109.41, 108.49	108.43±0.92, 106.73－109.41, 108.49	2nd Harmonic, 25/25 (100%)
55th (*n*=11)	85.27±19.18, 66.00－124.00, 78.00	55.68±2.00, 55.66－5.57, 55.69	109.26±0.17, 109.08－109.52, 109.17	109.26±0.17, 109.08－109.52, 109.17	2nd Harmonic, 11/11 (100%)
Adult (*n*=30)	44.95±12.83, 24.80－74.10, 42.50	55.13±0.65 53.85－55.98, 55.44	110.27±1.30, 107.70－111.99, 110.86	110.27±1.30, 107.70－111.99, 110.86	2nd Harmonic, 30/30 (100%)

统计显示各年龄组间频率和时程差异显著(时程：$F_{5,242}$=80.08, *df*=6, *P*<0.01；第一谐波频率：$F_{5,214}$=165.18, *df*=6, *P*<0.01；第二谐波频率：$F_{5,240}$=205.17, *df*=6, *P*<0.01)。幼蝠在成长过程中叫声频率变化逐渐变小(图 3)，而时程波动变化却很明显(图 4)。幼蝠在第 55 天时形态和体重接近于成年个体，但是前者叫声时程仍显著长于成年个体($F_{1,38}$=5.00, *df*=1, *P*<0.01)，但叫声频率（第一谐波）却显著低于成体($F_{1,38}$=20.00, *df*=1, *P*=0.007)或接近成体（第二谐波）($F_{1,38}$=88.00, *df*=1, *P*=0.023)。回归分析显示第一谐波与年龄增长呈显著对数相关性($F_{5,214}$=9.59, *df*=5, *P*=0.036)，而第二谐波与年龄的对数关系有减弱趋势($F_{5,240}$=7.10, *df*=5, *P*=0.056)。幼蝠各年龄段叫声时程均长于成年个体叫声时程，但与年龄之间无明显的相关关系(图 4)。另外，前臂长和幼蝠叫声的第 1 谐波、第 2 谐波皆有显著相关性(FA and F1: $F_{5,100}$=65.70, *df*=5, *P*=0.001; FA and F2: $F_{5,100}$=70.88, *df*=5, *P*=0.001)(图 5)。

3　讨　论

3.1　幼年菲菊头蝠的体型发育

幼蝠在发育过程中形态特征与年龄存在显著的相关性。我们发现，在幼年菲菊头蝠个体发育过程中幼蝠眼睛出生时紧闭、体裸露，幼蝠完全靠母蝠来哺乳。在前 20 天时，幼蝠体重增长比较快，但其增长率逐渐减小，在第 20 天时增长率达到最

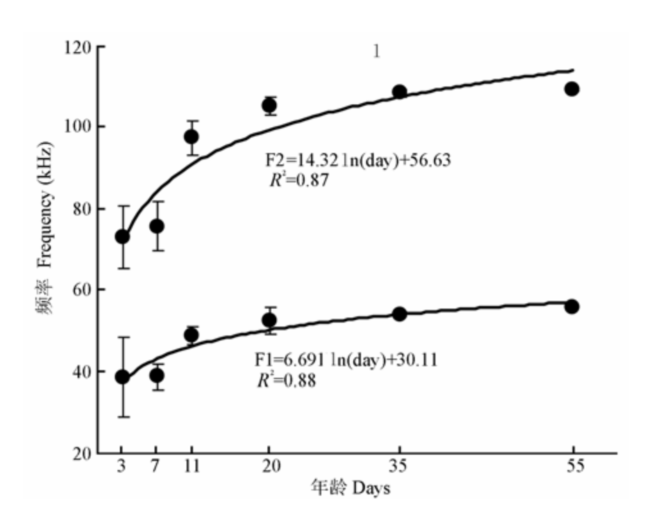


图 3 幼年菲菊头蝠第一谐波和第二谐波频率与年龄相关关系(F1, F2 为第一谐波和第二谐波)

Fig. 3 Logarithmic correlation between frequencies of 1st and 2nd harmonic with age of young *Rhinolophus pusillus* (F1, F2 refers to first and second harmonic of calls respectively)

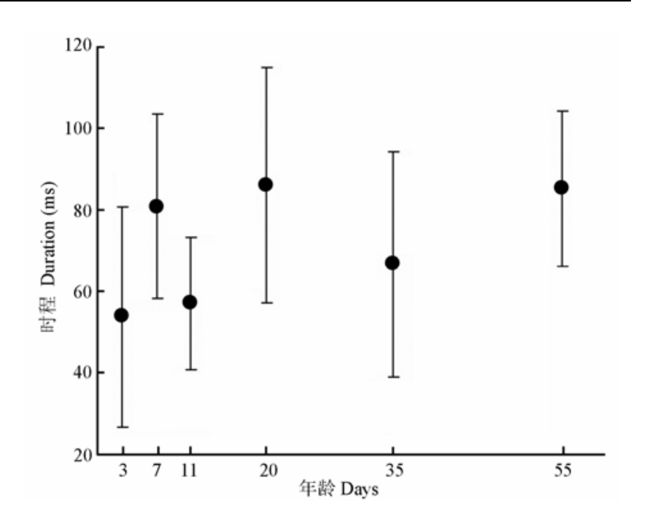


图 4 幼年菲菊头蝠年龄与时程的关系

Fig. 4 Relationship between age and duration of young *Rhinolophus pusillus*

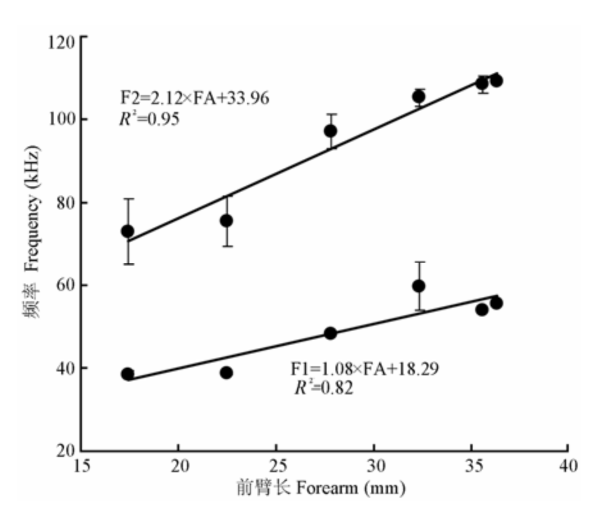


图 5 幼年菲菊头蝠前臂长与叫声频率的关系(F1, F2 分别为第一和第二谐波，FA 为前臂长)

Fig. 5 Linear correlation between forearm length and call frequencies of first and second harmonic of young *Rhinolophus pusillus* (F1 and F2: first and second harmonic respectively; FA: forearm length)

低，这种生长情况可能与幼蝠在前 20 天能够吃到足够的母乳有关。第 20 天后，母乳不能逐渐满足其增大的食量需要，其体重增长开始缓慢，到 35 天时，开始进行独立飞行生活，这阶段可能由于未获得足够的食物来弥补运动消耗的能量而导致在体重上增长缓慢，同时这也可能是蝙蝠在开始会飞之后体内开始储存脂肪或蝙蝠个体食性从哺乳向昆虫食物的转变有关(Kunz, 1987)，类似的研究在Hoying & Kunz (1998)、Sharifi (2004)、Shi (2008)也出现相似的结果。35 天之后，此时，菲菊头蝠开始具备独立飞行生活的能力，能够捕捉到相对充足的食物，体重重新增加。这种生长现象也见于西班牙菊头蝠(*Rhinolophus mehelyi*; Sharifi, 2004)，中华山蝠(*Nyctalus velutinus*; Shi, 2008)。在前臂长方面，虽然其保持增长，但增长率一直呈现下降趋势。在小蝙蝠亚目中，在飞行前期，幼蝠在体重和前臂长上应该呈现线性增长，当它们开始会飞行时，它们的体重至少应该达到成年蝙蝠的 70%，骨骼大小和翼型大小达到成年的 90%和 95% (如Maeda ,1972；Kunz & Stern, 1995；Swift, 2001)。本研究中，我们第一次发现菲菊头蝠幼体开始会独立飞行时（第 35 天），它们的体重达到成年母蝠的 80.77%，前臂长达到成年母蝠的 96.16%，与上述的研究结论基本相似。幼年菲菊头蝠在生长发育过程中，虽然前臂长和体重迅速地接近成年蝙蝠，但相比之下，体重的增长率比前臂长慢，这可能与幼年蝙蝠的低翼载有关，低的翼载又反过来提高了幼年蝙蝠的飞行灵活性，以及降低其在学习飞行、探测和捕捉昆虫时能量消耗(Hughes et al, 1995)，同时，这可能与蝙蝠在成长过程中，体重比前臂长更容易受到环境条件影响造成(Ma et al, 2006)。菲菊头蝠幼年个体发育在前两、三周的生长速度迅速，之后增长开始减缓，类似的蝙蝠研究种类如墨西哥犬吻蝠(*Tadarida brasiliensis Mexican*, Kunz & Stern,1995)。体重、前

臂长分别与年龄均有显著的非线性相关关系(R^2=0.98 & R^2=0.97)，且回归曲线逐渐接近恒定(与成年个体的体重或前臂长接近)，因此在菲菊头蝠出生后至 55 天间的年龄估算拟合回归方程能够较好的反映其自然状态下的生长情况，这为菲菊头蝠的种群生活史提供了重要的信息；类似的研究见于东方伏翼(*Pipistrellus subflavus*, Hoying & Kunz, 1998), 西班牙菊头蝠(Sharifi, 2004)和中华山蝠(Shi et al, 2008)。

3.2 幼年菲菊头蝠的声音发育

幼蝠叫声发育过程中频谱时间特征逐渐由多样到稳定，且叫声频率与前臂长呈显著线性相关。研究证明在蝙蝠个体成长中叫声频率会逐渐上升，而脉冲时程逐渐变小(Jones et al, 1991; Liu et al, 2007; Moss et al, 1997; Vater et al, 2003; Zhang et al, 2005)。本研究发现在幼蝠出生后的前 3—7 天内，叫声类型多样、时程短和频率低(图 2A、B)，这与 Matsumura (1979)和 Liu et al (2007)对马铁菊头蝠(*R. ferrumequinum*)声音发育的研究结果相似。如果我们根据 Zhang et al(2005)对扁颅蝠(*Tylonycteris pachypus*)和褐扁颅蝠(*T. robustula*)声音发育分析，即幼蝠发出的短时程叫声（shortest calls）是其回声定位叫声的潜在叫声(precursors of echolocation calls)，幼蝠发出的长时程叫声（The longest calls）是用于与母蝠交流的隔离叫声(isolation calls)，那么幼年菲菊头蝠在前 7 天的时间里发出的叫声应该属于前者(precursors of echolocation calls)，而不是后者(isolation calls)。到 11 天时，也就是接近 2 周时，幼年菲菊头蝠则发出混合叫声，即有口腔发出的叫声和鼻腔发出的超声（图 C），而且超声叫声的结构、形状开始向成年个体接近，这与 Liu et al.(2007)对马铁菊头蝠的研究结果一致。到 20 天即到 3 周时，回声定位叫声脉冲特征接近成年，主频率为 105.28 kHz，上升到成年的 95.47%。由此我们认为菲菊头蝠幼年个体声音发育包括回声定位叫声的潜在叫声和用于与母蝠进行交流的隔离叫声，该结论与其他研究学者对蝙蝠幼年个体声音发育类似(Jones et al, 1991; Liu et al, 2007; Zhang et al, 2005)。

另外一些学者认为幼年蝙蝠在成长过程中，声带和鼻腔也随着一起完善(Jones et al, 1991)。菲菊头蝠在个体声音发育过程中，叫声频率也随着年龄增长而不断变化，同时，个体发声也从“声带-口腔”到“声带-鼻腔”逐渐转变。在前 7 天或 1 周时，幼年菲菊头蝠发声可能主要由“声带-口腔”引起，发出的叫声类型多样，多谐波、短而平、频率低、叫声时程较长，频率能量主要集中在第一谐波上，这时候发出的叫声就是混合声（回声定位叫声的潜在叫声和用于与母蝠进行交流的隔离叫声）。随着年龄的增长，声带和鼻腔发育也开始逐步完善起来，个体发声开始向“声带-鼻腔”机制过渡。在 11 天时，即接近 2 周时，叫声结构已经出现类似成年蝙蝠的声音结构(FM-CF-FM 型)，谐波也随着减少，主要以 2 个谐波为主，能量集中在第一和第二谐波上的比例接近 1∶1，主频率达到了 70.41 kHz，上升到成年的 63.85%。到 20 天或接近 3 周时，个体发声器官进一步完善，叫声结构更加接近成年个体，这时候主频率主要在第二谐波上，主频率上升到成年的 95.47%。在 35 天和 55 天，即 5 周和 8 周时，个体发声主要以“声带-鼻腔”为主，主频率基本与成年个体相似，但叫声时程还比成年长。在我们的结果中，幼年菲菊头蝠的第一谐波、第二谐波、叫声时程和主频率是在与母蝠隔离的情况下进行单个手持录音计算和统计出来的。因此，我们认为在手持状态下幼年菲菊头蝠发出的叫声应该属于隔离叫声（isolation calls），同时我们可以认为，在没有母蝠的干扰下，幼年菲菊头蝠发出的叫声类似于在自然条件下的自发发声结果。另外在我们的研究中幼蝠叫声频率与前臂长的变化成非常显著的线性正相关性，这一关系对于推测幼蝠在发育过程中声音频率的变化有重要借鉴意义。

致谢：本研究得到华东师范大学紫江学者项目资助（张树义教授），野外工作得到广西师范大学生命科学学院甘雨满、李周全和叶建平的大力帮助，在此一并致谢。

参考文献：

Baptista TL, Richardson CS, Kunz TH. 2000. Postnatal growth and age estimation in free-ranging bats: A comparison of longitudinal and cross-section sampling methods [J]. *Journal of Mammalogy*, **81**: 709-718.

Burnet CD, Kunz TH. 1982. Growth rates and age estimation in Eptesicus fuscus and comparison with *Myotis lucigugus* [J]. *Journal of*

Mammalogy, **63**: 33-41.

Elangovan V, Priya EYS, Raghuram H, Marimuthu G. 2003. Postnatal development in the Indian short-nosed fruit bat *Cynopterus sphinx*: Growth rate and age estimation [J]. *Acta Chiropterologica*, **5**: 107-116.

Hoying KM, Kunz TH. 1998. Variation in size at birth and postnatal growth in the eastern pipistrelle bat *Pipistrellus subflavus* [J]. *Journal of Zoology* (*London*), **245**: 15-27.

Hughes PJ, Rayner JMV, Jones G. 1995. Ontogeny of 'true' flight and other aspects of growth in the bat *Pipistrellus pipistrellus* [J]. *Journal of Zoology* (*London*), **245**: 291-318.

Jones G, Hughes PM, Rayner JMV. 1991. The development of vocalization in *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera：Vespertilionidae) during postnatal-growth and the maintenance of individual vocal signatures [J]. *Journal of Zoology*, **225**: 71-84.

Kunz TH. 1973. Resource utilization: Temporal and spatial components of bat activity in central Iowa [J]. *Journal of Mammalogy*, **54**: 14-32.

Kunz TH. 1987. Postnatal growth and energetics of suckling bats [A]. In：Fenton MB, Racey PA, Rayner JMV. Recent Advances in the Study of Bats [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 395-420.

Kunz TH, Anthony ELP. 1996. Variation in nightly emergence behavior in the little brown bat, *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertiliondae) [A]. In: J Knox Jones, Jr Genways HH, Baker RJ. Contributions in mammalogy: A memorial volume honoring Lubbock: Texas Tech University Press, 225-236.

Kunz TH, Hood WR. 2000. Parental care and postatal growth in the Chiroptera [A]. In: Crichton EG, Krutzsch PH. Reproductive Biology of Bats [M]. New York: Academic Press, 415-468.

Kunz TH, Stern AA. 1995. Maternal investment and postnatal growth in bats [J]. S*ymposia of the Zoological Society of London*, **67**: 123-138.

Kunz TH, Robson SK 1995. Postnatal growth and development in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis Mexican*): birth size, growth rates and age estimation [J]. *Journal of Mammalogy*, **76:** 769–783.

Liu Y, Feng J, Jiang YL, Wu L, Sun KP. 2007. Vocalization development f greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum* (Rhinolophifae, Chiroptera) [J]. *Folia Zoologica*, **56**: 126-136.

Ma J, Kobayasi K, Zhang SY, Metzner W. 2006. Vocal communication in adult greater horseshoe bats, *Rhinolophus ferrumequinum* [J]. *The Journal of Comparative Physiology, A*, **192**: 535-550.

Maeda K. 1972. Growth and development of the large noctule, *Nyctalus lasiopterus* Schreber [J]. *Mammalia*, **36**: 269-278.

Matsumura S. 1979. Mother infant communication in a horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum nippon*): Development of vocalization [J]. *Journal of Mammalogy*, **60**: 76-84.

Moss CF, Redish D, Gounden CT, Kunz TH. 1997. Ontogeny of vocal signals in the little brown bat, *Myotis lucifugus* [J]. *Animal Behaviour*, **54**: 131-141.

Rajan KE, Marimuthu G. 1999. Postnatal growth and age estimation in the Indian false vampire bat (*Megaderma lyra*) [J]. *Journal of Zoology* (*London*), **248**: 529-534.

Sharifi M. 2004. Postnatal growth and age estimation in the Mehely's horseshoe bat (*Rhinolophus mehelyi*) [J]. *Acta Chiropterologica*, **6**: 155-161.

Shi HY, Liu H, Wu Y, Hu JC. 2008. Postnatal growth and age estimation in villus noctule (*Nyctalus velutinus*)[J]. *Acta Theriologica Sinica*, 28:42-48. [石红艳, 刘　昊, 吴　毅, 胡锦矗. 2008. 中华山蝠的生长发育及年龄估算. 兽类学报, **28**: 42-48.]

Stern AA, Kunz TH. 1998. Intraspecific variation in postnatal growth in the greater speared-nosed bat [J]. *Journal of Mammalogy*, **79**: 755-763.

Stern AA, Kunz TH, Bhatt S. 1997. Seasonal wing loading and the ontogeny of flight in the greater spear-nosed bat, *Phyllostomus hastatus*[J]. *Journal of Mammalogy*, **78**: 1199-1209.

Swift MS. 2001. Growth rate and development in infant Natterer's bat (*Myotis nattereri*) reared in a flight room [J]. *Acta Chiropterologica*, **3**: 217-223.

Taft LK, Handley JCO. 1991. Reproduction in a captive colony [A]. In: Handley JCO, Wilson DE, Gardner AL. Demography and natural history of the common fruit bat, *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panam á [M]. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press. 19-42,

Vater M, KÖssl M, Foeller E, Coro F, Mora E, Russell IJ. 2003. Development of echolocation calls in the Mustached at, *Pteronotus parnellii* [J]. *Journal of Neurophysiology*, **90**: 2274-2290.

Wang YX. 2003. A Complete Checklist of Mammal Species and Subspecies in China: A Taxonomic and Geographical Referrence[M]. Beijing: China Forestry Publishing House. [王应祥. 2003. 中国哺乳动物种和亚种分类目录与分布大全. 北京: 中国林业出版社.]

Wei L, Zhou SY, Zhang LB, Liang, B, Hong TY, Zhang SY. 2006. Characteristics of echolocation calls and summer diet of three sympatric insectivorous bat species[J]. *Zool Res*, **27**: 235-241. [韦　力, 周善义, 张礼标, 梁　冰, 洪体玉, 张树义. 2006. 三种共栖蝙蝠的回声定位信号特征及其夏季食性的比较. 动物学研究, **27**: 235-241.]

Zhang LB, Jones G, Parsons S, Liang B, Zhang SY. 2005. Development of vocalizations in the flat-headed bats, *Tylonycteris pachypus* and *T. robustula* (Chiroptera : Vespertilionidae) [J]. *Acta Chiropterologica*, **7**: 91-99.